

Институт Проблем Экологии и Эволюции им. А.Н. Северцова РАН  
Кафедра Биологической Эволюции МГУ  
Государственный Дарвиновский музей

Материалы конференции

**Современные проблемы биологической эволюции**  
к 100-летию Государственного Дарвиновского музея

17-20 сентября 2007  
Москва

## Организационный комитет конференции

### Председатель

Павлов Дмитрий Сергеевич

академик, директор Института проблем экологии и эволюции РАН

### Сопредседатели:

Северцов Алексей Сергеевич

д.б.н., профессор, зав.каф. биологической эволюции Биологического факультета МГУ

Клюкина Анна Иосифовна

кандидат культурологии, заслуженный работник культуры, директор Государственного Дарвиновского музея

### Члены организационного комитета:

Воробьева Эмилия Ивановна

академик РАН, ИПЭЭ РАН

Дгебуадзе Юрий Юлианович

чл.-корр. РАН, зам. директора ИПЭЭ РАН

Захаров-Гезехус Илья Артемьевич

чл.-корр. РАН, Институт генетики РАН

Агаджанян Александр Карэнович

д.б.н., ПИН РАН

Длусский Геннадий Михайлович

д.б.н., кафедра биологической эволюции МГУ

Захаров Анатолий Александрович

д.б.н., ИПЭЭ РАН

Мина Михил Валентинович

д.б.н., ИБР РАН

Орлов Виктор Николаевич

д.б.н., ИПЭЭ РАН

Расницын Александр Павлович

д.б.н., ПИН РАН

Рожнов Вячеслав Владимирович

д.б.н., зам. директора ИПЭЭ РАН

Савинецкий Аркадий Борисович

д.б.н., зам.директора ИПЭЭ РАН

Смирнов Сергей Васильевич

д.б.н., ИПЭЭ РАН

Краус Юлия Александровна

к.б.н., кафедра биологической эволюции МГУ

Шишкин Владимир Сергеевич

к.б.н., ИПЭЭ РАН

### Секретариат:

Рубцов Александр Сергеевич

к.б.н., ГДМ

Феоктистова Наталья Юрьевна

к.б.н., ИПЭЭ РАН

Шубина Юлия Вадимовна

ученый секретарь ГДМ

эндемичными и редкими видами, и даже по сравнению с изученными автотетраплоидными видами, что может быть связано с особенностями биологии, тетрасомным типом наследования и историей формирования автотетраплоидного генома у данного вида (Холина 2005). Такой существенный резерв генетического разнообразия может иметь решающее значение для предотвращения негативных последствий, связанных с малой численностью изолированных популяций, и предоставляет возможность для адаптации и эволюционных преобразований. Анализ подразделенности популяций на основе F-статистики Райта показал, что 97.5% всей изменчивости находится внутри популяций и только 2.5% приходится на межпопуляционную изменчивость. Поток генов путем распространения пыльцы и семян достаточно велик ( $N_e m = 9.75$ ), чтобы не позволять накапливаться генным различиям. Рассчитанные генетические дистанции (в среднем  $D_N = 0.009$ ) находятся в интервале средних значений для конспецифичных популяций растений и свидетельствуют об общности генофонда изученных популяций.

**Гибридные лягушки (*Rana esculenta*), производящие гаметы обоих родительских видов, – результат независимой клональной эволюции геномов?**

Шабанов Д. А.

Кафедра зоологии и экологии животных Харьковского национального университета,  
Харьков 61077, Украина  
e-mail: d\_sh@i.ua

Поддержание сложных популяционных систем зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) возможно благодаря мероклональному наследованию, характерному для гибридных особей (традиционно обозначаемых как *Rana esculenta*). Как установлено многочисленными исследованиями (см. обзор – Plötner 2005), *Rana esculenta* производят гаметы, содержащие геномы родительских видов (*Rana lessonae* и *Rana ridibunda*), передающиеся клонально, без рекомбинации. Примером сложной популяционной системы зеленых лягушек может быть их метапопуляция в окрестностях биологической станции ХНУ (с. Гайдары Змиевского района Харьковской области; среднее течение Северского Донца). Эта метапопуляция на протяжении ряда лет изучается сотрудниками ЗИН РАН, ЦИН РАН и ХНУ с использованием проточной цитометрии и других методов (Borkin et al. 2004; Боркин и др. 2005; Шабанов и др. 2006). В ее состав входят следующие формы:

- особи *Rana ridibunda*, одного из родительских видов (рассматриваемая территория находится за пределами ареала *Rana lessonae*);
- диплоидные гибриды с тремя типами гаметогенеза: гетероспецифичным родительскому (гаметы *Rana lessonae*), конспецифичным (гаметы *Rana ridibunda*) и парадоксальным (гаметы *Rana lessonae* и *Rana ridibunda* одновременно в различных соотношениях);
- триплоидные гибриды с генотипом RLL (самцы производят гаметы *Rana lessonae*);
- триплоидные гибриды с генотипом RRL (самцы производят гаметы *Rana ridibunda*);
- единичные сеголетки тетраплоидных гибридов (не доживают до половозрелости);
- единичные сеголетки *Rana lessonae* (не доживают до половозрелости).

Гибель *Rana lessonae*, появляющихся в результате скрещивания гибридов, производящих гаметы этого вида (т.н. гибридолиза), легко объяснима. В ходе передачи из поколения в поколение без рекомбинации в клональном геноме накапливаются изменения, снижающие его жизнеспособность (эффект «храповика Мюллера»). У гибридов неблагоприятные изменения клонального генома компенсируются неклональным геномом. Особи с двумя одинаковыми клональными геномами маложизнеспособны.

Нами (Шабанов и др. 2006) высказано предположение, что эволюция клональных геномов заключается не только в накоплении неблагоприятных мутаций, но и в выработке приспособлений к клональной передаче. Так, известно, что для гибридных лягушек регистрируются разнообразные нарушения гаметогенеза, начиная от образования аномальных гонад и заканчивая продукцией анеуплоидных гамет. Это означает, что процесс элиминации неклонального родительского генома сталкивается в ходе гаметогенеза с разнообразными затруднениями. Различные клональные геномы переходят в гаметы с различной эффективностью, что создает условия для их отбора по способности элиминировать альтернативный геном, принадлежащий другому родительскому виду.

Устойчивое существование сложных многокомпонентных популяционных систем *Rana esculenta* complex возможно в случае, если в их состав входят разные линии гибридов, передающие различные клональные геномы. Для большинства таких систем показано, что со временем генетическое разнообразие клональных геномов снижается. Длительное существование гибридных лягушек связано с повторной гибридизацией между родительскими видами. Поскольку рассматриваемая метапопуляция находится за пределами ареала одного из родительских видов, постоянное пополнение пула клональных геномов (по крайней мере, *Rana lessonae*) оказывается в ней невозможным. Возможно, длительное существование клональных геномов *Rana lessonae* поддерживается рекомбинацией таких геномов в триплоидных гибридах с генотипом RLL. В любом случае, можно предположить, что для рассматриваемой метапопуляции характерна передача клональных геномов в течение многих поколений и глубокая степень их изменения.

Предположение о существовании адаптивной клональной эволюции позволяет объяснить существование особей с парадоксальным гаметогенезом. То, что одна особь производит гаметы двух разных типов, причем в различных соотношениях, говорит о том, что в разных линиях ее гаметоцитов элиминируются различные геномы. Какой механизм может определить различие исходов гаметогенеза в популяции гаметоцитов, которые, по всей видимости, являются однородными? С нашей точки зрения, этим механизмом может быть непредсказуемый результат конкуренции между двумя клональными геномами, каждый из которых специализировался на устранении альтернативного генома.

Лягушки с парадоксальным гаметогенезом зарегистрированы в популяционной системе, где особи, клонально передающие геномы *Rana lessonae* (специализирующиеся на устранении в ходе гаметогенеза геномов *Rana ridibunda*), могут встретиться с особями, клонально передающими геномы *Rana ridibunda*, (способными подавлять геномы *Rana lessonae*). При относительном равенстве конкурентоспособности клональных геномов гаметы получившейся в результате такого скрещивания лягушки должны нести их в приблизительно равном соотношении; превосходство одного из геномов должно повышать долю несущих его гамет. Данное предположение соответствует наблюдаемой картине: некоторые лягушки производят примерно равное количество гамет двух видов, у некоторых равновесие сдвинуто в сторону одного или другого родительского генома.

Для проверки высказанной гипотезы необходимо отследить передачу индивидуальных геномов из поколения в поколение, а также исследовать особенности мейоза и образования гамет у гибридных лягушек с парадоксальным гаметогенезом.